



Université du Québec
à Rimouski

Complémentarité par interactions : un nouveau mécanisme en biodiversité et fonctionnement des écosystèmes

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de Maîtrise en Gestion de la Faune et de ses Habitats

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© **Renaud McKinnon**

Juin 2015

Composition du jury :

Luc Sirois, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Dominique Gravel, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Timothée Poisot, codirecteur de recherche, Université de Montréal

Steven Kembel, codirecteur de recherche, Université du Québec à Montréal

Peter Kenedy, examinateur externe, Université du Minnesota

Dépôt initial le 12 Mars 2015

Dépôt final le 22 Juin 2015

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

À Joanie, pour son amour, sa
patience et sa compassion.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier tout spécialement mes directeurs, les professeurs Dominique Gravel, Timothée Poisot et Steven Kembel, le professionnel de recherche Jonathan Brassard ainsi que mes collègues étudiants qui m'ont aidé tout au long de ce projet, Mathieu Alos, Philippe Bertrand, Isabelle Boulangeat, Kevin Cazelles, Xavier Francoeur, Éric Harvey, Claire Jacquet, Isabelle Laforest-Lapointe, Idaline Laigle, Josée-Anne Otis, Hedvig Nenzen, Amaël Le Squin, Francis Taillefer, Matthew Talluto et Steve Vissault. Un grand merci également au technicien du laboratoire de Steven Kembel à l'UQAM Travis Dawson ainsi que les aides de terrain Aline Carrier, Peter Gaucher, Michèle Rousseau, Pauline Suffice, Océane Thusy, les équipes de terrain de la chaire EEC (UQAR), du laboratoire de Christian Messier (UQAM), du laboratoire d'Allison Munson (Université Laval) et du *Cloquet Forestry Center* (Université du Minnesota) de 2010 à 2013. Je remercie l'étudiante associée aux projets de Cloquet, Laura Williams ainsi que le coordonnateur du centre Arthur Stefansky pour leur précieuse collaboration. Je tiens également à remercier les chercheurs associés aux projet, Alain Paquette, Christian Messier, Allison Munson et Peter Reich, les organismes et entreprises ayant participé au financement du projet, le Conseil de Recherche en Science et Génie du Canada, le programme FONCER de Modélisation de la Complexité Forestière, le Centre des Sciences de la Biodiversité du Québec, Genivar ainsi que les autres organismes nous ayant offert leur aide, la Pépinière de St-Modeste et le Groupement Forestier de l'Est du Lac Témiscouata et le propriétaire du site de la plantation d'Auclair Henrik Hartmann.

RÉSUMÉ

Depuis trente ans, la recherche sur la relation entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes a permis de comprendre les effets de la richesse spécifique sur certaines propriétés des écosystèmes comme la productivité et la stabilité. Cependant, ces études se sont surtout concentrées sur la compétition et peu d'études empiriques ont intégré d'autres interactions. Lorsque deux espèces partagent un même ennemi, elles peuvent interagir par compétition apparente car l'augmentation de la taille de la population de l'une de ces espèces implique une plus grande pression de prédation sur l'autre espèce. Des espèces partageant moins de pathogènes seraient donc plus complémentaires et des mélanges présentant une faible diversité fonctionnelle pourraient quand même présenter des effets de biodiversité comme une productivité accrue par rapport à des monocultures. Nous proposons donc un nouveau mécanisme permettant d'expliquer les effets de biodiversité, nommé complémentarité par interactions, et testons ses conditions d'existence de deux manières : 1) en comparant les communautés bactériennes endophytes racinaires d'arbres en monocultures avec celles d'arbres en mélanges; 2) en décrivant la relation entre la complémentarité par traits fonctionnels et la dissemblance des communautés bactériennes racinaires associées. Notre dispositif expérimental est constitué de deux plantations à haute diversité avec des mélanges d'espèces d'arbres distribués le long d'un gradient de diversité fonctionnelle. Ces mélanges présentent également des combinaisons d'espèces fonctionnellement similaires mais d'origines géographiques différentes. Nous utilisons le séquençage à haut débit pour caractériser la composition des communautés de bactéries racinaires. Les communautés bactériennes des mélanges sont significativement différentes de celles des monocultures. Ce résultat suggère la possibilité d'une complémentarité par interactions entre les espèces d'arbres car les micro-organismes racinaires qui ne sont pas suffisamment abondants pour être détectés par le séquençage génétique sur un hôte peuvent persister grâce à un autre hôte. La complémentarité par traits fonctionnels et la dissemblance des communautés bactériennes racinaires n'ont pas de relation claire, suggérant que la complémentarité par interactions crée de nouvelles opportunités à la coexistence entre espèces et contribue aux effets de biodiversité.

Mots clés : Complémentarité, compétition apparente, biodiversité, diversité fonctionnelle, bactéries endophytes, racines, arbres, interactions

ABSTRACT

Thirty years of studies of the biodiversity and ecosystem functioning relationship gave a clear understanding of the effects of species richness on ecosystem properties such as productivity and stability. However, these studies have mostly focused on competition and few empirical studies have so far integrated other interactions. Two species sharing a common enemy may interact via “apparent” competition because an increasing population size of one species will translate into higher enemy pressure for the other. Species sharing fewer pathogens would then have higher complementarity, and mixtures with low functional diversity could still show biodiversity effects such as overyielding. We test whether these effects could take place by: 1) comparing tree root bacterial communities in mixtures versus monocultures; 2) describing the relationship between functional trait complementarity and the dissimilarity of the associated root bacteria community. Our experimental design uses two high diversity plantations with multiple combinations of tree mixtures along a functional diversity gradient. It builds on pairs of functionally equivalent tree species from different origins. We use high-throughput sequencing to characterize the composition of the root bacterial endophytic communities. Root bacteria communities from mixtures significantly differ from the communities in monocultures. This result suggests the possibility for interaction complementarity among trees because root microorganisms that are not abundant enough to be detected by genetic sequencing on one host species can now persist on a second host species. Functional trait complementarity and root bacteria community dissimilarity have no clear relationship, suggesting that indirect interactions may create new ground for species coexistence and contribute to species complementarity.

Keywords: Complementarity, apparent competition, biodiversity, functional diversity, endophytic bacteria, tree roots, interactions

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
RÉSUMÉ	xi
ABSTRACT.....	xiii
TABLE DES MATIÈRES	xv
LISTE DES TABLEAUX	xvii
LISTE DES FIGURES	xix
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	xxi
LISTE DES SYMBOLES.....	xxiii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1 : L'ABSENCE DE RELATION ENTRE LES COMMUNAUTÉS BACTÉRIENNES DES RACINES ET LA DIVERSITÉ FONCTIONNELLE D'ARBRES RÉVÈLE LA POSSIBILITÉ D'UNE COMPLÉMENTARITÉ PAR INTERACTIONS	5
1.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....	4
1.2 TITRE DU PREMIER ARTICLE	6
1.3 INTRODUCTION	6
1.4 METHODS.....	11
1.4.1 Study site and experimental design.....	11
1.4.2 Root sampling and high throughput sequencing.....	12
1.4.3 Bioinformatics.....	13
1.4.4 Statistics	14

1.5	RESULTS	14
1.6	DISCUSSION	19
1.5	CONCLUSION	22
CONCLUSION GÉNÉRALE		25
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES		29

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Résultats d'une analyse PERMANOVA décomposant la variance de la distance de Bray-Curtis basée sur les communautés bactériennes endophytes entre échantillons de racines d'arbres en plantations expérimentales	17
--	----

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Cadre conceptuel de la complémentarité par interactions.....	9
Figure 2: Taxons bactériens présents dans les racines d'arbres en plantations expérimentales	15
Figure 3: Résultats d'une analyse multivariée de type <i>non-metric multidimensional scaling</i> sur la la distance de Bray-Curtis basée sur les communautés bactériennes endophytes entre échantillons de racines d'arbres en plantations expérimentales	16
Figure 4: Régression linéaire simple de la distance de Bray-Curtis basée sur les communautés bactériennes endophytes entre échantillons de racines d'arbres en plantations expérimentales selon que les arbres poussent en monoculture ou en mélanges	18
Figure 5: Régression linéaire simple de la distance de Bray-Curtis basée sur les communautés bactériennes endophytes entre échantillons de racines d'arbres en plantations expérimentales en fonction de la diversité fonctionnelle mesurée entre ces mêmes échantillons.....	19

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

BEF	<i>Biodiversity and ecosystem functioning</i>
NMDS	<i>Nonmetric multi-dimensional scaling</i>
M	Mutualiste
MEA	<i>Millenium ecosystem assessment</i>
MRNF	Ministère des ressources naturelles et de la faune du Québec
OTU	<i>Operational Taxonomic Unit</i>
P	Pathogène
R	Ressource
Sp	Espèce

LISTE DES SYMBOLES

β mono	Indice de dissemblance de communautés bactériennes entre arbres poussant en monocultures
β mix	Indice de dissemblance de communautés bactériennes entre arbres poussant en mélanges
θ_i	Interaction indirecte de type compétition apparente ou mutualisme apparent
θ_d	Interaction de type compétition par exploitation

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Un grand pan de l'écologie s'intéresse depuis plus de 30 ans au rôle de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes et a produit un foisonnement d'études que l'on nomme aujourd'hui par leur acronyme BEF (*Biodiversity and Ecosystem Functioning*). Devant la rapidité déconcertante à laquelle la biodiversité décroît sur terre (MEA, 2011), il apparaît crucial d'approfondir nos connaissances sur la relation BEF. De plus en plus d'études démontrent un effet positif de la biodiversité sur la productivité (Duffy, 2009 ; Loreau et *al.*, 2001). Plusieurs études BEF ont été effectuées avec des systèmes d'espèces de plantes herbacées (Tilman et Wedin, 1996; Naeem et *al.*, 1996; Hooper et Vitousek, 1997) ou des écosystèmes terrestres ou aquatiques plus complexes (Naeem et *al.*, 1994; Harvey et *al.*, 2012) alors que d'autres ont utilisé des bactéries (Gravel et *al.*, 2011). Les arbres ont également été utilisés dans de telles études, entre autres avec des espèces tropicales (Potvin et Gotelli, 2008) ou nordiques (Pretzch et *al.*, 2010; Paquette et Messier, 2011). Dans un contexte où le Québec entreprend une refonte de sa gestion forestière sur les bases de l'aménagement écosystémique (MRNF, 2012), comprendre le rôle de la biodiversité dans nos écosystèmes forestiers s'avère fondamental.

Afin de comprendre l'effet de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes, un mécanisme basé sur l'utilisation des ressources a été proposé : la complémentarité de niches fonctionnelles. Ce mécanisme se base sur l'hypothèse que l'utilisation des ressources disponibles dans une communauté d'espèces s'accroîtra avec la diversité de niches écologiques occupées par ces espèces (Hector, 1998; Loreau, 1998; Loreau, 2000; Loreau & Hector 2001; Cadotte & *al.*, 2009). Si la compétition inter-spécifique est diminuée par une plus grande diversité des modes d'utilisation des ressources, la communauté devrait

être plus productive. Les stratégies d'acquisition des ressources se traduisent entre autre dans les traits fonctionnels des espèces étudiées. Par traits fonctionnels, on entend tout trait lié à la croissance, la reproduction et la survie qui peut influencer la valeur adaptative (Violle *et al.*, 2007). Pour mesurer la diversité fonctionnelle d'une communauté d'espèces, on utilise des indices multi-variés basés sur la distance ou dissemblance entre deux échantillons (exemple: distance de Bray-Curtis (Legendre et Legendre, 1998)). Cette distance est calculée à partir d'un tableau de valeurs de traits fonctionnels associées aux différentes espèces. Autant de traits désirés peuvent être inclus dans le calcul. Une variété d'indices de ce type existe et sont décrits ailleurs (Laliberté et Legendre, 2010).

Bien que la complémentarité fonctionnelle constitue une étape majeure dans notre compréhension de la relation BEF, ce mécanisme ne permet pas d'inclure d'importantes dimensions du fonctionnement des organismes dans l'écosystème. D'abord, la complémentarité fonctionnelle permet de réduire la compétition pour les ressources. D'autres types d'interactions indirectes, telle que la compétition apparente, peuvent avoir une grande importance dans le fonctionnement des écosystèmes. On entend par compétition apparente la situation où les proies alternatives d'un prédateur généraliste vont réduire leur abondance respective à l'équilibre même si elles ne sont pas en compétition directe (Holt, 1977). Autrement dit, si deux espèces partagent un même prédateur, l'abondance de la première, en faisant varier l'abondance du prédateur, a un impact sur l'abondance de la deuxième. Ainsi, la diversité d'interactions partagées entre diverses espèces avec des tiers est un élément incontournable du fonctionnement d'un écosystème. Parallèlement, une forme de mutualisme apparent pourrait survenir entre deux espèces partageant une même espèce symbiotique. Une nouvelle forme de complémentarité pourrait donc prendre forme, basée sur cette diversité d'interactions indirectes.

Faisant partie des organismes pouvant former de tels liens d'interaction avec les arbres et les plantes, les micro-organismes du sol attirent de plus en plus d'attention dans la littérature BEF. Les micro-organismes du sol peuvent avoir d'importants impacts sur le développement et la productivité des plantes en aidant à l'acquisition et à la minéralisation des nutriments (mutualistes) ou en provoquant des maladies et en régulant les populations (pathogènes) (Van der Heijden & *al.*, 2008). Du plus, il semble que la relation entre la diversité et la productivité soit influencée par les microbes du sol. Schnitzer et al. (2011) ont découvert que la productivité était accrue dans des mélanges multi-espèces de plantes où les micro-organismes étaient présents dans le sol par rapport aux mélanges où ces derniers avaient été détruits par fumigation. Les bactéries endophytes, qui vivent à l'intérieur des tissus végétaux, sont un modèle particulièrement intéressant pour l'étude de la complémentarité par interaction. Ils sont plus faciles à isoler que celles vivant librement dans le sol, et leur lien d'interaction avec la plante est évidemment beaucoup plus probable. La variété de rôles que ces bactéries occupent est une autre raison des les utiliser, pouvant augmenter l'acquisition des ressources et la croissance et agir en tant que pathogènes, ou, alternativement les exclure (Rosenblueth & Martínez-Romero, 2006; Berg & *al.*, 2014).

Afin d'étudier le mécanisme de complémentarité par interaction, un projet expérimental constitué de deux plantations d'arbres est utilisé. Ce dispositif est expliqué dans le chapitre principal et est également détaillé dans Tobner et al. (2014). Grâce à des parcelles de monocultures et de mélanges d'espèces, il est possible de comparer les communautés bactériennes peuplant les racines des arbres selon que ces derniers soient plantés parmi leur congénères ou avec des individus d'autres espèces. Un suivi depuis l'été 2010 de la croissance des arbres permettra également de relier les différentes mesures de diversité à une mesure de fonctionnement, soit la production de biomasse. Ainsi, la contribution des différents types de complémentarité mentionnés ci-haut serait possible.

CHAPITRE 1

L'ABSENCE DE RELATION ENTRE LES COMMUNAUTÉS BACTÉRIENNES DES RACINES ET LA DIVERSITÉ FONCTIONNELLE D'ARBRES RÉVÈLE LA POSSIBILITÉ D'UNE COMPLÉMENTARITÉ PAR INTERACTIONS

1.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

Depuis trente ans, la recherche sur la relation entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes a permis de comprendre les effets de la richesse spécifique sur des propriétés des écosystèmes comme la productivité et la stabilité. Cependant, ces études se sont surtout concentrées sur la compétition et peu d'études empiriques ont intégré d'autres interactions. Lorsque deux espèces partagent un même ennemi, elles peuvent interagir par compétition apparente car l'augmentation de la taille de la population de l'une de ces espèces implique une plus grande pression de prédation sur l'autre espèce. Des espèces partageant moins de pathogènes seraient donc plus complémentaires et des mélanges présentant une faible diversité fonctionnelle pourrait quand même présenter des effets de biodiversité comme une productivité accrue par rapport à des monocultures. Nous proposons donc un nouveau mécanisme permettant d'expliquer les effets de biodiversité, nommé complémentarité par interactions, et testons ses conditions d'existence de deux manières : 1) en comparant les communautés bactériennes racinaires d'arbres en monocultures avec celles d'arbres en mélanges; 2) en décrivant la relation entre la complémentarité par traits fonctionnels des arbres et la dissemblance des communautés bactériennes racinaires associées. Notre dispositif expérimental est constitué de deux plantations à haute diversité avec des mélanges d'espèces d'arbres distribués le long d'un gradient de diversité fonctionnelle. Ces mélanges présentent également des combinaisons d'espèces fonctionnellement similaires mais d'origines géographiques différentes. Nous utilisons le séquençage à haut débit pour caractériser la composition des communautés de

bactéries endophytes racinaires. Les communautés bactériennes des mélanges sont significativement différentes de celles des monocultures. Ce résultat suggère la possibilité d'une complémentarité par interactions entre les espèces d'arbres car les micro-organismes racinaires qui ne sont pas suffisamment abondants pour être détectés par le séquençage génétique sur un hôte peuvent persister grâce à un autre hôte. La complémentarité par traits fonctionnels et la dissemblance des communautés bactériennes racinaires n'ont pas de relation claire, suggérant que la complémentarité par interactions crée de nouvelles opportunités à la coexistence entre espèces et contribue aux effets de biodiversité.

Cet article, intitulé *No relationship between root bacterial communities and functional diversity in trees reveals possible interaction complementarity*, fut corédigé par moi-même ainsi que par le professeur Dominique Gravel, le professeur Steven Kembel et l'étudiant post-doctoral Timothée Poisot. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de la recherche sur l'état de l'art, le développement de la méthode, l'exécution des analyses et la rédaction de l'article. Timothée Poisot et Dominique Gravel ont fourni l'idée originale, aidé à la recherche sur l'état de l'art, au développement de la méthode, à l'interprétation des résultats ainsi qu'à la révision de l'article. Le professeur Steven Kembel a également aidé à la recherche sur l'état de l'art, au développement de la méthode, à l'interprétation des résultats ainsi qu'à la révision de l'article. De plus, il a aidé au développement des méthodes bioinformatiques de traitement des données de séquences génétiques.

1.2 TITRE DU PREMIER ARTICLE

NO RELATIONSHIP BETWEEN ROOT BACTERIAL COMMUNITIES AND FUNCTIONAL DIVERSITY IN TREES REVEALS POSSIBLE INTERACTION COMPLEMENTARITY

1.3 INTRODUCTION

Biodiversity and ecosystem functioning studies have found positive biodiversity effects on ecosystem function (Loreau & *al.*, 2001), mostly in manipulated plant ecosystems (Tilman & Wedin, 1996; Naeem & *al.*, 1997; Hooper & Vitousek, 1997), but also in various artificial and natural systems such as aquatic ecosystems (Harvey & *al.*, 2013), bacterial assemblages (Gravel & *al.*, 2011), tropical and northern forests (Potvin & Gotelli, 2008 ; Pretzsch & *al.*, 2010; Paquette & Messier, 2008). Given the rapid decline of biodiversity worldwide, it is now of paramount importance to focus on the underlying mechanisms responsible for diversity-productivity relationships. One mechanism proposed to explain how diversity might enhance ecosystem function, functional niche complementarity, focuses on resource use and allocation (Hector, 1998; Loreau, 1998; Loreau, 2000; Loreau & Hector 2001; Cadotte & *al.*, 2009). According to this hypothesis, a functionally diverse set of species uses more of the available resources by filling more functional space. Resources are used in more different ways, competition is reduced and ecosystem processes are better performed in comparison of a set of functionally similar species. Although helpful to understand how direct interactions for competition can be alleviated through functional trait differentiation, this mechanism sets aside important indirect interactions like apparent competition (Holt, 1977). This study aims to quantify evidence for a new mechanism that could explain biodiversity effects by integrating indirect interactions among plants: interaction complementarity.

Apparent competition, a well-known type of negative indirect interaction, appears when two species at one trophic level share the same predator (Holt, 1977). Similarly,

apparent mutualism could arise when species share a mutualist. Both apparent competition and mutualism affect complementarity among species and therefore the BEF relationship. Predation complementarity is the reduction of apparent competition between two species by associated pathogenic community differentiation (Holt, 1977; Poisot & *al.*, 2013) (Figure 1, A). Mutualistic complementarity is the enhancement of apparent mutualism by shared mutualist communities (Figure 1, B). If hosts can reduce the population of shared pathogens and enhance the population of shared mutualists, interaction complementarity can take place.

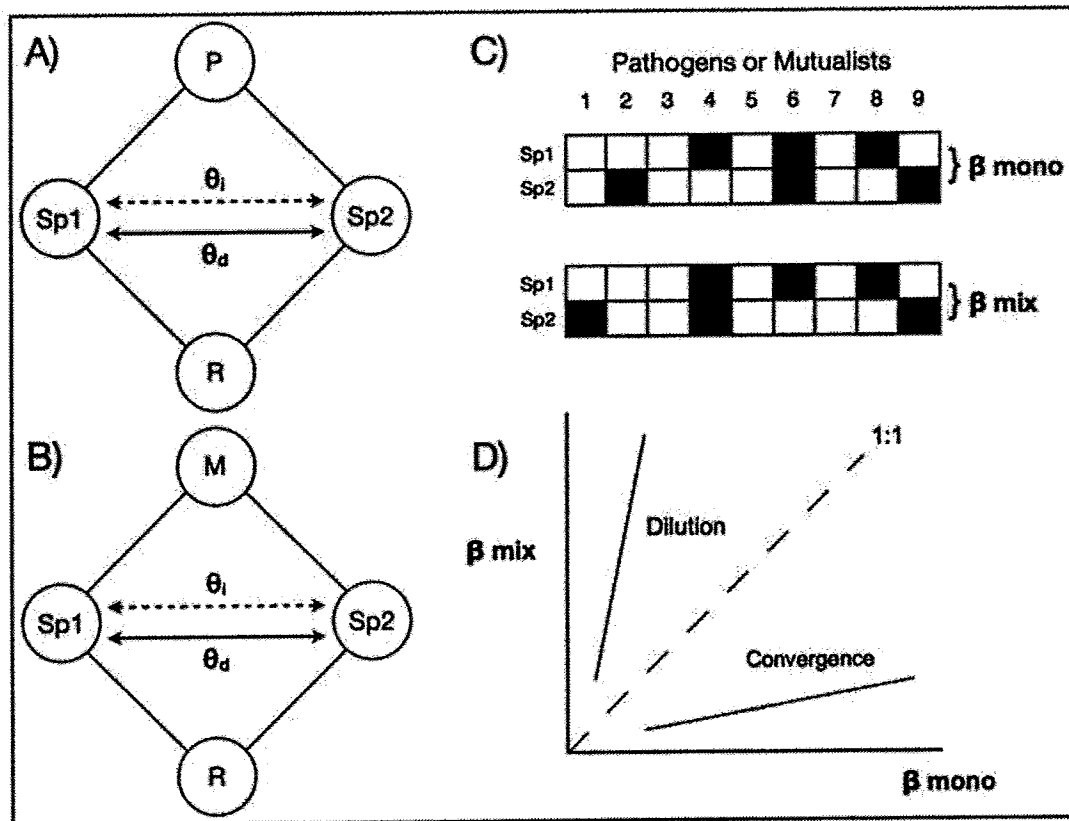


Figure 1 : Conceptual framework of interaction complementarity. A) Apparent competition: θ_i represents indirect negative interaction between $Sp1$ and $Sp2$ because of shared pathogen species P and θ_d represents exploitation competition for resources R . B) Apparent mutualism: θ_i represents indirect positive interaction between $Sp1$ and $Sp2$ because of shared mutualist M and θ_d is the same as in part A. C) Interaction matrix with host species in rows and mutualists or pathogens in columns. β_{mono} represents Bray-Curtis distance between associated bacterial communities of $Sp1$ and $Sp2$ grown separately in their respective monocultures, β_{mix} represents Bray-Curtis distance between $Sp1$ and $Sp2$ when grown together in a mixture. D) Hypothetical results from a linear regression of β_{mix} in function of β_{mono} . Species pairs found above the 1:1 line show dilution effect, those found underneath show community convergence

Soil microorganisms are receiving increasing attention in the BEF literature. Soil microbes have important impacts on plant productivity through nutrient acquisition and mineralization (mutualists) and on plant diversity through population regulation

(pathogens) (Van der Heijden & *al.*, 2008). The diversity-productivity relationship of plants is influenced by soil microbes. Schnitzer & *al.*(2011) found that the productivity/diversity relationship in multi-species plant assemblages was higher in natural than sterilized soils. Bacterial endophytes are a particularly interesting case to study indirect interactions among plants. Because they live inside the tissues, they are relatively easy to isolate in comparison to rhizosphere bacteria, which can easily be mixed with the surrounding soil bacteria. By their nature, the endophyte bacteria do interact with the plant, making it straightforward to compute interaction complementarity. The variety of roles they play in plants is another good reason to study them, as they can enhance growth, act as pathogens or alternatively exclude them and help nutrient acquisition (Rosenblueth & Martínez-Romero, 2006; Berg & *al.*, 2014).

The first objective in this study is to test the hypothesis that mixing plant species can have an effect on the associated bacteria communities. For indirect interactions to take place, we need to test whether bacterial communities in mixed host species assemblages converge or diverge from those in host monocultures (Figure 1, C, D). Apparent competition and apparent mutualism for instance are expected to result in a convergence of associated bacteria communities when the hosts are grown in mixtures. Divergence would be the result of a dilution effect in the community (Duffy & *al.*, 2007): the average volume of soil occupied by a given tree species colonized by a given bacteria in monoculture is not high enough (divided by two) in mixture for that bacteria to maintain its presence.

The second objective is to describe the relationship between interaction complementarity and functional complementarity. Interaction complementarity will not add new information on the diversity/productivity relationship if it is strongly correlated to previously documented mechanisms of niche differentiation between plants. Specifically, if interaction complementarity is correlated with functional trait similarity (another proposed

driver of the BEF relationship), it could mean that endophytic bacteria composition is affected by similar environmental pressures than functional trait values and as it has already been proposed (Kembel & *al.*, 2014), a plant microbiome could be considered as a functional trait.

The experimental design we used to test these hypotheses is part of a network of experiments call IDENT (International Diversity Experiment Network with Trees). This project aims to identify the mechanisms through which individuals and species interact to promote the complementary use of resources (Tobner & *al.*, 2014). It consists of several high diversity plantations with multiple combinations of tree mixtures along a functional diversity gradient. The result we present here takes advantage of two replicated experiments performed in Québec and Minnesota. The experimental design builds on two-species mixtures of functionally equivalent tree species, from either North America or Europe. Associated communities in this study are tree root endophytic bacteria sampled and identified by high throughput sequencing. Our first prediction is that the dissimilarity of the associated bacteria community among trees grown in mixtures differs from the dissimilarity in those same pairs grown separately in monocultures (Figure 1, D). Our second prediction is that bacterial community dissimilarity is not correlated to functional trait diversity.

1.4 METHODS

1.4.1 Study site and experimental design

The first plantation we used is established on an abandoned pasture in Auclair (QC, Canada, long.: 47.696648, lat.: -68.656340) on a rich loam soil. The second one is established in a forested area in Cloquet (MN, USA, long.: 46.704314, lat.: -92.524999), on poorer sandy soil. Both sites are located at the transition between northern hardwood forest and boreal forest. Two diversity gradients were implemented independently: species

richness (SR) and functional diversity (FD). This experimental design, described in more detail in Tobner & *al.* (2014), allows the partitioning of SR and FD effects on ecosystem functioning. The species pool is made of 12 tree species, equally split into natives and exotics, and angiosperms and gymnosperms: *Acer saccharum*, *Quercus rubra*, *Betula papyrifera* (natives, angiosperms), *Pinus strobus*, *Picea glauca*, *Larix laricina* (natives, gymnosperms), *Acer platanoides*, *Quercus robur*, *Betula pendula* (exotics, angiosperms), *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Larix decidua* (exotics, gymnosperms). All European species (exotics) were paired with functionally equivalent North American species (natives). The use of exotic species therefore gives us the opportunity to mix functionally close species together with different co-evolutionary histories with the local bacteria community of pathogens and mutualists. There are forty-two diversity treatment plots (twelve monocultures and thirty two-species mixtures) and each treatment is replicated four times in blocks. Plots are 80 cm apart and contain forty-nine trees planted 40 cm from each other. Glyphosate was applied once at Auclair during the first growth season to control weeds and manual weeding was performed the rest of the time before sampling. No chemical control has been used during the last years of growth to prevent any side effect on the soil community. Trees have been planted the same day at both sites in June 2010. Spare trees from each species have been planted in a 3 meters large buffer zone around the blocs to reduce weed invasion and used to replace dead trees at the beginning of the second growth season. An 8 feet tall fence has been installed as well to prevent large herbivores entering the plots.

1.4.2 Root sampling and high throughput sequencing

Roots have been collected on one tree per species of all monocultures and two-species mixtures, located near the center of each plot. Roots were gently excavated all the way to the stem in order to associate samples to the right tree. For each sampled tree, 10 cm pieces of 1st to 3rd order roots have been collected in the first 10 cm of top soil. First order roots are the finest roots found on a plant and higher orders represent the level of ramification from the finest roots. The replicates from the four blocks were pooled into one sample for

each treatment/species. In mixtures, we made sure to sample roots in a volume of soil shared by two individuals of different species in order to have roots that could exchange microorganisms through their exudates.

Roots were sampled in July, and placed on icepacks in coolers immediately after sampling before being transferred in -20°C freezers. Roots were washed before DNA extraction to make sure only endophyte microbes were sampled. First, the rhizosphere soil was removed from the roots by shaking them in Redford Buffer (1M Tris-HCl, 0.5M Na EDTA, 1.2% CTAB) (Kembel & *al.*, 2014) in 15ml tubes with a Fats-Prep 24 Homogenizer equipped with the 15ml tubes adaptor (MP Biomedicals). Roots were then removed and placed in Redford Buffer again in 50ml tubes and washed on a table top shaker at 300rpm following this procedure: 3 min in Redford Buffer, 30 sec. in 100% ethanol, 30 sec. in Redford buffer, 4 x 30 sec. in nano pure autoclaved water with liquid draining in between. After each step, roots were transferred in a new sterile 50ml tube. This procedure was applied to make sure microorganisms sequenced would only come from root tissues and not from the rhizosphere. This procedure ensures that sequenced microorganisms were interacting with the host tree. Roots from each sample were then placed in a petri dish and homogenized with a pair of dissection scissors (thoroughly washed in 100% ethanol between each sample). A sub sample of approximately 0.3 gram of material was used to extract bacteria DNA using a MoBio Power Soil DNA extraction kit. Two stage PCR with cyanobacteria-excluding primers (16S rRNA primers 799F-1115R (Kembel & *al.*, 2014)) and Illumina MiSeq 250-base paired-end sequencing was performed at Genome Quebec.

1.4.3 Bioinformatics

Raw sequences from Genome Quebec were processed with fastx.toolkit and the QIIME (Caparaso & *al.*, 2010) software pipeline. We first trimmed and concatenated paired-end sequences to a single sequence of length of 212 base pairs (106 base pairs from each paired end). We then eliminated low-quality sequences by removing trimmed sequences with a

mean quality score less than 30 or with any base pair with a quality score less than 25 and de-multiplexed sequences into samples using barcode sequences. A combinatorial barcoding approach was used to allow bioinformatic identification of each sample via the unique combination of forward and reverse barcodes attached to each sequence (Kembel & *al.*, 2014). Operational taxonomic units (OTUs) were created with the *uchust* method implemented in QIIME with a 97% sequence similarity threshold per OTU. We then identified OTUs taxonomy with the *uchust* method again against the GreenGenes 16s rRNA gene database (The Greengenes Database Consortium, 2014). Minimum consensus fraction (minimum fraction of database hits that must have a specific taxonomic assignment to assign that taxonomy to a query (Caparaso & *al.*, 2010)) and *uchust* similarity (minimum percent similarity to consider a database match a hit (Caparaso & *al.*, 2010)) were set at default values (0.51 and 0.90 respectively). Chimeras were removed with the *ChimeraSlayer* algorithm using the GreenGenes database as reference. Finally, we rarefied the dataset to a depth of 1500 sequences per sample.

1.4.4 Statistics

Statistical analyses were conducted with the *vegan* (Oksanen & *al.*, 2007) package for R (R Development Core Team, 2010). We calculated the bacteria community dissimilarity matrix among samples using the Bray-Curtis distance (Legendre & Legendre, 1998). Exploratory analysis of community composition (Figure 3) was first performed with a non metric multidimensional scaling ordination (NDMS) of the Bray-Curtis distances. The second way of exploring data was to perform a permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) to show the effect of tree species or plot related variables on bacterial community variance. We then computed Bray-Curtis distances between the 22 pairs of tree species, first from monocultures (expected distances if no mixing effect) and secondly from mixtures (observed distance in mixtures). A linear regression of monoculture versus mixture distances was performed with an analysis of variance (ANOVA) to detect mixing effect. A linear regression with an ANOVA was conducted using monoculture distances against functional dispersion index to characterize the

relationship between bacteria community dissimilarity and functional diversity. The functional dispersion index is a multivariate functional diversity measure and is calculated from 3 traits: wood density (g/cm³), seed mass (g/1000 seeds) and leaf nitrogen (% per mass unit) (Tobner & *al.*, 2014).

1.5 RESULTS

The total number of bacterial DNA sequences produced by MiSeq sequencing of samples was 10 461 392, with a mean of 23 015 (sd = 11 650) sequences per sample. After quality filtering and rarefaction, we ended up with a total of 1726 OTUs with a mean of 173 OTUs per sample (sd = 50,47). Taxonomic composition of our samples is comparable with other studies of tree root microbes (Shakya & *al.*, 2013; Gotel & *al.*, 2011) The majority (59%) of bacterial OTUs belonged to the phylum Proteobacteria. Most of those are divided almost equally between the alpha- and beta-proteobacteria classes and to a lesser extent by delta- and gamma-proteobacteria. The Actinobacteria phylum was also abundant (22%), with other phyla accounting for 5% or less of the total diversity shown on Figure 2.

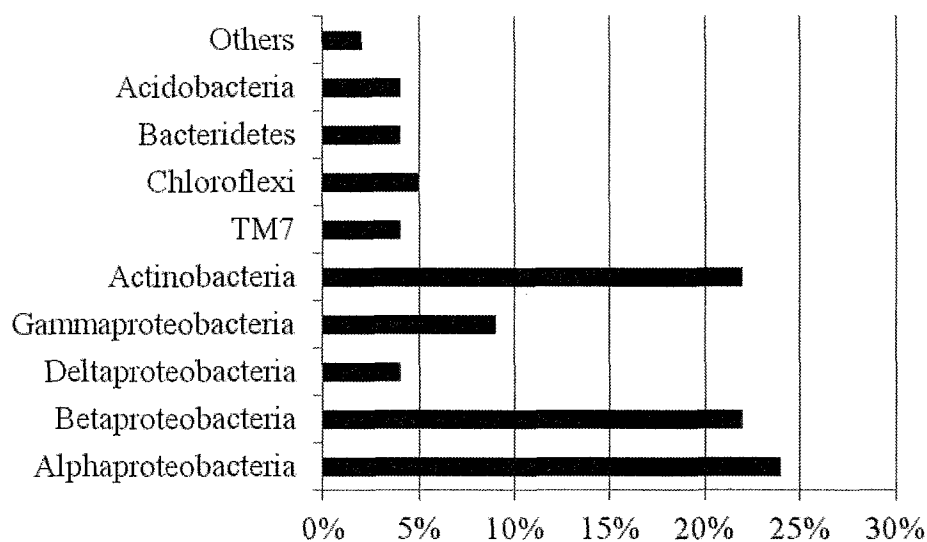


Figure2. Taxonomic composition of tree roots bacteria communities from two multispecies experimental plantations

The NMDS on Bray-Curtis distances among all samples visually report that site (i.e. sampling site, Auclair (QC) vs Cloquet (MN)) was the major source of variation in bacterial community composition (Figure 3).

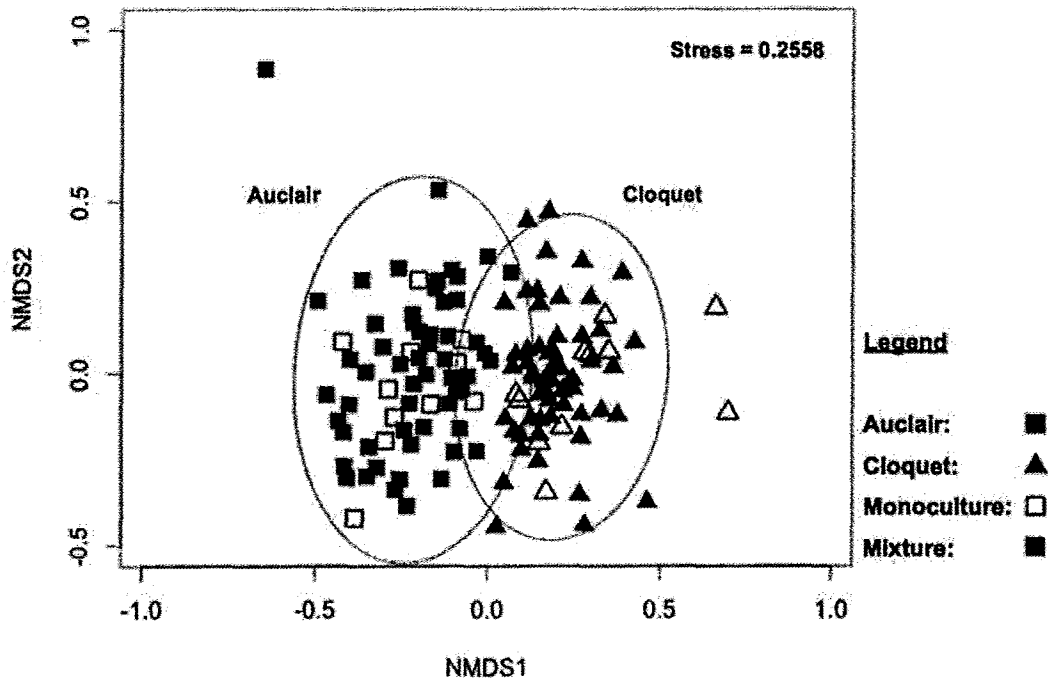


Figure3. NMDS on Bray-Curtis community distance between endophytic bacteria communities sampled in tree roots from two experimental plantations. 95% confidence ellipses and shapes represent the variability explained by the site (Auclair = squares and Cloquet = triangles). Symbol filling represents the Plot Type (monocultures = full symbols, 2 species mixtures = empty symbols).

The PERMANOVA (Table 1) describing tree plot characteristics effects on the Bray-Curtis distances indicates that the factor explaining the most variance was the tree species sampled. Neither plot type, the origin of trees (Europe, North America or both), tree taxonomic groups (angiosperm, gymnosperm or both) nor tree genus did explain a significant portion of the variance.

Tableau 1 : PERMANOVA analysis of the variation in endophytic root bacterial community composition (Bray-Curtis distance) from samples of trees grown in experimental plantations. Factors are the site (Auclair (QC) or Cloquet (MN)), tree species identity, plot type (monocultures or mixtures), number of tree species origin (North America or Europe) per plot, number of tree species taxonomic group (angiosperm or gymnosperm) per plot and number of tree species genus per plot.

	Df	Sums of squares	Means of squares	F statistic	partial R²	p value
Site	1	2.535	2.535	13.035	0.085	0.001
Tree Species	11	3.613	0.328	1.689	0.121	0.001
Plot Type	1	0.168	0.168	0.862	0.006	0.735
Number of tree species origins per plot	1	0.172	0.172	0.885	0.006	0.656
Number of tree species groups per plot	1	0.200	0.200	1.030	0.007	0.394
Number of tree species genus per plot	1	0.217	0.217	1.115	0.007	0.243
Residuals	118	22.944	0.194		0.769	

The null expectation under the hypothesis that mixing trees has no impact on the associated bacteria community is to find points aligned along the 1:1 line, indicating that the community distance does not change between monocultures and mixtures. We also expect a cloud of points centered somewhere around the 1:1 line in the situation where there is too high variability in the associated bacteria community. With the comparison of Bray-Curtis dissimilarity for pairs of trees in monoculture against the dissimilarity in mixtures (Figure 4), we find a slope (constrained on a zero intercept) significantly different from 1 ($p = 0.98$, $R^2_{adj} = -0.05$ for Auclair, $p = 0.61$, $R^2_{adj} = -0.03$ for Cloquet). A comparison of average distances further confirms this trend by showing a significant

difference of Bray-Curtis distance between monocultures and mixtures in both plantations (t-test, $p = 0.03$ in Auclair, 0.001 in Cloquet). The dissimilarity of associated bacteria communities was larger in trees in mixtures at Auclair (0.63 ± 0.07) and lower at Cloquet (0.62 ± 0.08), indicating divergence and convergence respectively.

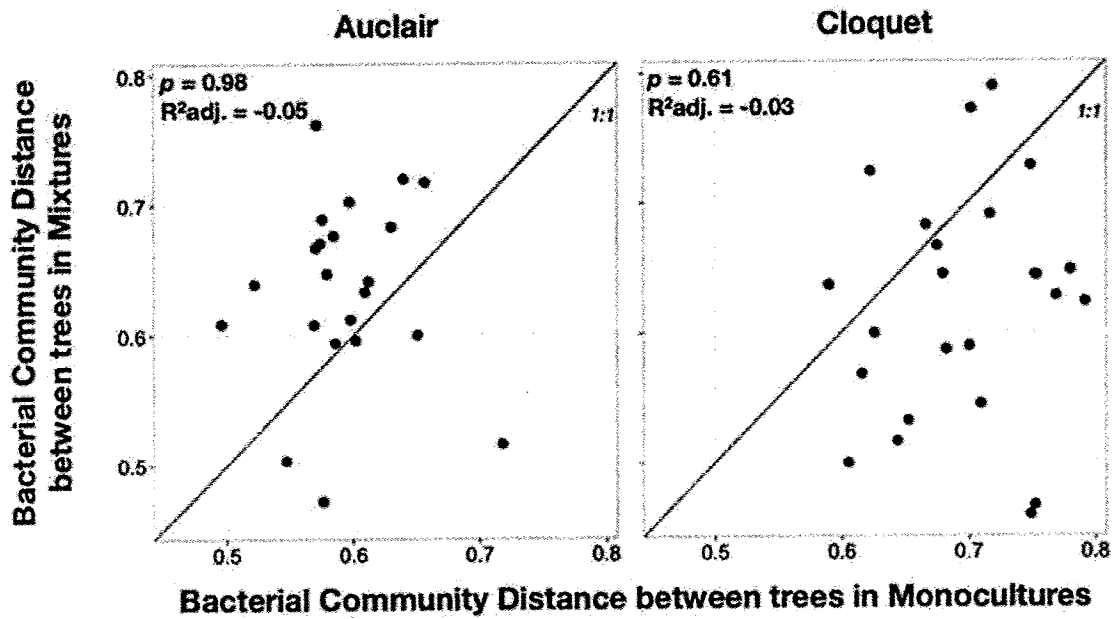


Figure4. Linear regressions of Bray-Curtis community distance based on endophytic root bacteria between paired tree species grown together in mixtures against the same distance between the same pairs of tree species but grown separately in their respective monocultures from two experimental plantations

The linear regression test on Bray-Curtis distance between all possible tree pairs from monocultures against the functional dispersion index show no significant relationship between the two (Figure 5), for both sites. We also conducted a similar analysis using phylogenetic distance because we were concerned that, despite being integrative of the major tradeoffs in resource allocation (Wright & *al.*, 2009), the traits we used might be totally independent of the ones responsible for the root associated microbiome. The index is the sum of the branch length from a phylogenetic tree (based on the 1,5-bisphosphate

carboxylase (rbcL) large sub-unit and the maturase L (matK) regions taken from GenBank (Tobner & *al.*, 2014 ; Paquette, A. 2010 (non published)). We also find no significant relationship between phylogenetic distance and the dissimilarity of the associated microbiome, at both sites (Auclair: $p = 0.140$, $R^2 \text{ adj} = 0.022$, Cloquet: $p = 0.973$, $R^2 \text{ adj} = -0.019$).

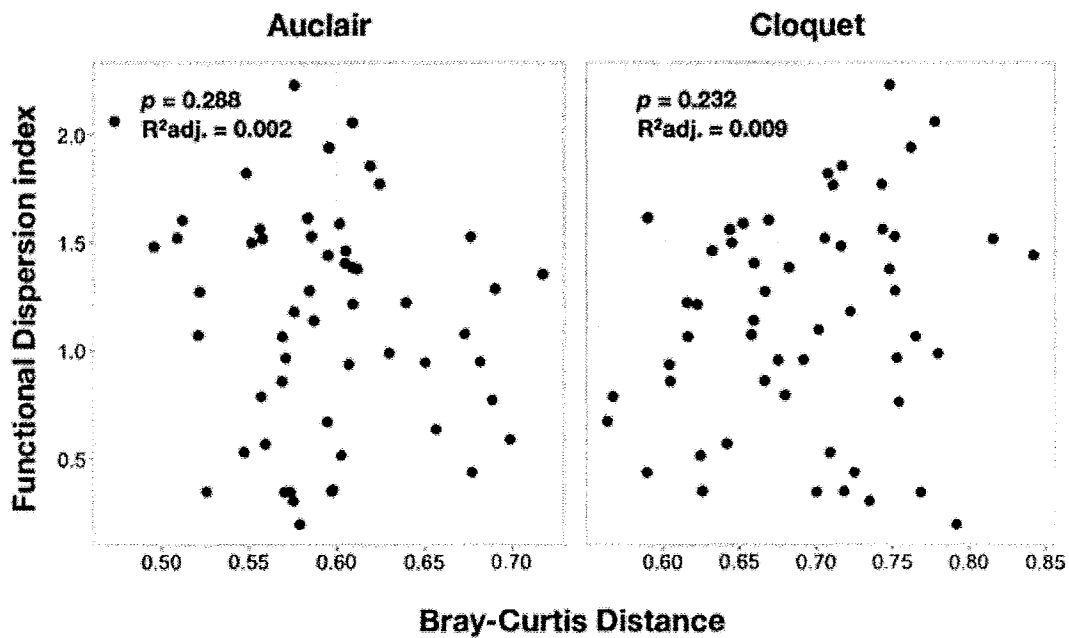


Figure5: Linear regression of functional dispersion index between tree species pairs grown in monocultures against Bray-Curtis community distance between endophytic bacteria communities sampled in those tree pairs roots from two experimental plantations

1.6 DISCUSSION

This study aims to lay the empirical foundation of a new mechanism contributing to the BEF relationship that could take indirect interactions into account. To do so we first needed to demonstrate that indirect interactions were possible among paired tree species. Our results demonstrate that even though plot type (monocultures versus mixture) did not explain a significant portion of the variance in the bacterial community composition among trees, tree neighbor taxonomic identity still had an effect on root bacterial community dissimilarity between paired trees. We also found a divergence of community composition in mixtures at Auclair and a convergence at Cloquet. Divergence is expected in the situation of a dilution effect (Duffy & *al.*, 2007) in mixed communities, while convergence is expected when indirect interactions promote the populations of shared enemies/mutualists. Those results imply differences in endophytic root bacteria populations according to neighboring tree species and therefore a possibility for indirect interactions to happen and impact complementarity. We also wanted to test if interaction complementarity could bring independent information to functional trait complementarity, in order to better understand and predict BEF relationship. We achieved this second goal by showing that interaction complementarity is not linked to the other major BEF relationship predictor, the functional complementarity of trees based on their functional traits or phylogeny.

We considered a set of functional traits to compute functional complementarity among tree species that are correlated with the major tradeoffs related to plant resource allocation (Wright & *al.*, 2009) and that have been shown to be related to variation in productivity in forests (Tobner & *al.*, 2009). These traits are not necessarily related to the colonization of roots by microbes. It is consequently not surprising to find that trait complementarity was independent of the dissimilarity of associated root microbiome. It is a challenging task to find the appropriate root traits that are correlated with microbiome structure. An interesting direction for future studies will be to add belowground functional traits to determine whether these traits are more strongly linked to variation in root-

associated bacteria communities. Another option would be to examine plant traits correlated with pathogen defense mechanisms and cell properties linked to bacterial colonization. However, these types of trait data are not currently available, and the set of traits we examined include those thought to be the most ecologically important to explain variation in ecological strategies among plants (wood density = stem development, seed mass = reproduction, leaf N = photosynthesis capacity) (Tobner & *al.*, 2009). Future research will be required in order to determine whether there are individual plant traits that are better correlated with measures of indirect complementarity, and how indirect complementarity might differ among plants with different ecological strategies.

Facing the limitations of traits available to compute functional complementarity, we also considered the relationship between phylogenetic distance and the dissimilarity of the associated microbiome, making the phylogeny-as-a-proxy for functional similarity assumption (Cavender-Bares, & *al.*, 2009; Mouquet & *al.*, 2012) and neither found a significant relationship. Further, we found that the associated microbiome of tree species of the same genus but different biomes were not more similar than the associated microbiome of trees of different genera. All of these results together strongly suggest that the associated microbiome is an axis of complementarity that is totally independent of functional trait complementarity, at least for the traits responsible for resource acquisition. The next step will be to test if interaction complementarity indeed promotes coexistence and a positive BEF relationship.

The concept of complementarity needs to be used and defined carefully, because it has been interpreted as a characteristic of a set of species or as a component of the biodiversity effects on a community. Our study and others (Reinhart & Anacker, 2014; Veresoglou & Rillig, 2014) are good examples of the former with opposite views on what complementarity means. We see more similar mutualist communities among plants leading

to more complementarity because of possible positive indirect interactions among these plants. Other studies on the other hand see mutualist community dissimilarity to be a compelling case for complementarity. Reinhart & Anacker (2014) and Veresoglou & Rillig (2014) for instance suggested functional niche complementarity as a way to explain why more closely related plants have more distinct mycorrhizal communities than less related plants. Following our indirect mutualism hypothesis, and as previously suggested elsewhere (Van der Heijden & Horton, 2009) sharing more mutualists in common could enhance facilitation among species, which would also help coexistence and the BEF relationship. In both cases, complementarity is an a priori characteristic based on indirect findings that is thought to lead to a certain outcome (e.g. coexistence).

The other way to look at complementarity arises from Loreau and Hector (2001) decomposition of the BEF relationship mechanism: a biodiversity effect, which is defined as a plant mixture's overyielding (higher productivity than monocultures), is separated into two components. First, a complementarity effect and second a sampling effect. The sampling effect is due to the presence of a high productivity species in the mix, and the complementarity effect is due to resource partitioning and facilitation. Here, complementarity is an a posteriori characteristic of a measured outcome.

An interesting way of working with complementarity would be to use both approaches; measuring complementarity a priori from chosen metrics (e.g. functional trait diversity, community distance or similarity) and then testing its relationship with the complementarity effect measured a posteriori from any chosen ecosystem function. Our experimental plantations offer that possibility and we hope to be able to divide complementarity effects into mutualistic, pathogenic and functional trait components.

1.7 CONCLUSION

Our results have successfully shown the potential of interaction complementarity as a new mechanism to explain biodiversity-ecosystem function relationships. Because endophytic root bacteria community structure differs for trees grown with conspecific versus heterospecific neighbours, indirect interactions such as apparent competition or apparent mutualism are possible. Because it is not correlated with functional diversity, interaction complementarity could add explanatory power for the effect of biodiversity on ecosystem function. New research in this direction should try to compare the explanatory power of mutualistic, pathogenic and functional trait complementarity on the complementarity component of biodiversity effects.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Notre étude a permis de démontrer que les interactions que partagent des espèces d'arbres avec des communautés bactériennes pourraient mener à des effets de biodiversité. Par le mécanisme de complémentarité par interactions, une espèce d'arbre aurait la possibilité d'influencer la croissance d'une autre espèce d'arbre en modulant la taille et la composition des communautés bactériennes de ses racines. Nous avons d'abord montré qu'un arbre peut influencer la population de bactéries d'un autre arbre en comparant les communautés bactériennes des racines en monoculture avec celles de mélanges. Nous avons ensuite démontré le pouvoir explicatif potentiel de la complémentarité par interactions en révélant l'absence de relation entre la dissemblance des communautés bactériennes et la diversité fonctionnelle entre paires d'espèces d'arbres. Ces résultats ouvrent la porte à tout un pan de recherche qui permettra d'intégrer les notions de phénotype étendu, de compétition et de mutualisme apparent au domaine de la relation BEF.

Une nouvelle direction que pourrait prendre la recherche à partir de ce point consiste à quantifier les effets de biodiversité expliqués par la complémentarité par interactions. Loreau et Hector (2001) proposent un modèle qui décompose les effets de biodiversité en 2 parties : l'effet de complémentarité et l'effet d'échantillonnage. La première réfère à la notion de complémentarité de niche traitée en introduction, où une plus grande diversité fonctionnelle permet de réduire la compétition inter-spécifique et accroître la productivité d'un assemblage d'espèces. La deuxième consiste en l'augmentation de la probabilité d'observer une espèce performante avec l'augmentation du nombre d'espèces dans un mélange. L'effet de complémentarité pourrait à son tour être décomposé ; une première

partie expliquée par la complémentarité fonctionnelle et une autre par la complémentarité par interactions. Ainsi, une analyse décomposant la variance de la productivité additionnelle en mélange (*overyielding*) permettrait de déterminer la part que prend chaque effet de biodiversité et confirmer le rôle de la complémentarité par interactions. La division de la microfaune en groupes fonctionnels pourrait ensuite permettre d'approfondir le mécanisme de complémentarité par interactions. En connaissant la nature parasitaire ou mutualistique des microorganismes trouvés dans les arbres, il serait possible de décomposer la complémentarité par interactions en 2 nouvelles parties : la complémentarité trophique (réduisant la compétition apparente) et la complémentarité mutualistique (bénéficiant le mutualisme apparent).

L'ajout d'autres groupes d'organismes du sol à l'étude de la complémentarité par interactions pourrait également grandement améliorer notre compréhension des effets de biodiversité. Les champignons sont un exemple évident de par leur rôle prépondérant de mutualistes (mycorhizes). Le réseau mycélien étendu que ceux-ci développent dans le sol peuvent relier différentes plantes entre elles et ainsi permettre l'échange de nutriments (He et *al.*, 2003). Les mycorhizes forment donc un modèle d'étude idéal pour vérifier la présence de mutualisme apparent. La complémentarité trophique pourrait aussi être testée de manière diverse avec d'autres organismes du sol comme les nématodes ou avec des herbivores à la surface du sol.

L'inclusion de nouvelles façon d'aborder la biodiversité comme celles proposées dans cette étude semble des plus appropriée dans le contexte actuel de la foresterie au Québec. Avec la refonte de l'aménagement forestier, où il y a une volonté calquer nos interventions sur les processus écosystémiques, les impacts de la biodiversité sur la productivité ligneuse nécessitent d'être placés au cœur des préoccupations. Les changements climatiques risquent d'apporter des modifications dans les aires de répartitions

historiques des espèces et chambouler les interactions complexes existant dans les sols. Notre étude montre un potentiel insoupçonné de relations entre les espèces végétales dont il faudra tenir compte pour mieux prévoir les effets que de tels changements peuvent apporter. Bien comprendre les interactions indirectes entre espèces d'arbres pourrait également aider à mieux planifier nos efforts de reboisement. Certains mélanges d'espèces pourraient s'avérer bénéfiques s'il elles s'avéraient complémentaires à un niveau que nous n'avions pas envisagé.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BERG, Gabriele, Martin GRUBE, Michael SCHLOTER et Kornelia SMALLA. 2014. « Unraveling the Plant Microbiome: Looking Back and Future Perspectives ». *Frontiers in Microbiology*, volume 5, numéro de Juin, article 148, pp. 1-7.
- CADOTTE, Marc W., Jeannine CAVENDER-BARES, David TILMAN et Todd H. OAKLEY. 2009. « Using Phylogenetic, Functional and Trait Diversity to Understand Patterns of Plant Community Productivity ». *PloS ONE*, volume 4, numéro 5, article e5695, pp. 1-9.
- CAPORASO, J. Gregory, Justin KUCZYNSKI, Jesse STOMBAUGH, Kyle BITTINGER, Frederic D. BUSHMAN, Elizabeth K. COSTELLO, Noah FIERER, Antonio GONZALEZ PENA, Julia K. GOODRICH, Jeffrey I. GORDON, Gavin A. HUTTLEY, Scott T. KELLEY, Dan KNIGHTS, Jeremy E. KOENIG, Ruth E. LEY, Catherine A. LOZUPONE, Daniel MCDONALD, Brian D. MUEGGE, Meg PIRRUNG, Jens REEDER, Joel R. SEVINSKY, Peter J. TURNBAUGH, William A. WALTERS, Jeremy WIDMANN, Tanya YATSUNENKO, Jesse ZANEVELD et Rob KNIGHT 2010. « QIIME Allows Analysis of High-Throughput Community Sequencing Data ». *Nature Methods*, volume 7, numéro 5, pp. 335–336.
- CAVENDER-BARES, Jeannine, KENNETH H. KOZAK, Paul V. a FINE, et Steven W. KEMBEL. 2009. « The Merging of Community Ecology and Phylogenetic Biology ». *Ecology Letters*, volume 12, pp. 693–715.
- DUFFY, J. Emmett, Bradley J. CARDINALE, Kristin E. FRANCE, Peter B. McINTYRE, Elisa THÉBAULT et Michel LOREAU. 2007. « The Functional Role of Biodiversity in Ecosystems: Incorporating Trophic Complexity ». *Ecology Letters*, volume 10, numéro 6, pp. 522–538.
- DUFFY, J. Emmett. 2009. « Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems. » *Frontiers in Ecology and the Environment*, volume 7, pp. 437–444.

- GOTTEL, Neil R., Hector F. CASTRO, Marilyn KERLEY, Zamin YANG, Dale A. PELLETIER, Mircea PODAR, Tatiana KARPINETS, Ed UBERBACHER, Gerald A. TUSKAN, Rytas VILGALYS, Mitchel J. DOKTYCZ et Christopher W. SCHADT. 2011. « Distinct Microbial Communities within the Endosphere and Rhizosphere of *Populus Deltoides* Roots across Contrasting Soil Types ». *Applied and Environmental Microbiology*, volume 77, numéro 17, pp. 5934–5944.
- GRAVEL, Dominique, Thomas BELL, Claire BARBERA, Thierry BOUVIER, Thomas POMMIER, Patrick VENAIL et Nicolas MOUQUET. 2011. « Experimental Niche Evolution Alters the Strength of the Diversity–productivity Relationship ». *Nature*, volume 469, numéro 7328 pp. 89–92.
- HARVEY, Eric, Annie SEGUIN, Christian NOZAIS, Philippe ARCHAMBAULT, et Dominique GRAVEL. 2013. « Identity Effects Dominate the Impacts of Multiple Species Extinctions on the Functioning of Complex Food Webs ». *Ecology*, volume 94, numéro 1, pp. 169–179.
- HE, Xin-Hua, Christa CRITCHLEY, et Caroline BLEDSOE. 2003. « Nitrogen Transfer Within and Between Plants Through Common Mycorrhizal Networks (CMNs) ». *Critical Reviews in Plant Sciences*, volume 22, pp. 531–567.
- HECTOR, Andy. 1998. « The Effect of Diversity on Productivity□: Detecting the Role of Species Complementarity ». *Oikos*, volume 82, numéro3, pp. 597–99.
- van der HEIJDEN, Marcel G., Richard D. BARDGETT, et Nico M. van STRAALLEN. 2008. « The Unseen Majority: Soil Microbes as Drivers of Plant Diversity and Productivity in Terrestrial Ecosystems ». *Ecology Letters*, volume 11, numéro3, pp. 296–310.
- van der HEIJDEN, Marcel G. et Thomas R. HORTON. 2009. « Socialism in Soil? The Importance of Mycorrhizal Fungal Networks for Facilitation in Natural Ecosystems ». *Journal of Ecology*, volume 97, pp. 1139–50.
- HOLT, Robert D. 1977. « Predation, Apparent Competition, and the Structure of Prey Communities ». *Theoretical Population Biology*, volume12, numéro 2, pp. 197–229.
- HOOPER, David U. et Peter M. VITOUSEK. 1997. « The Effects of Plant Composition and Diversity on Ecosystem Processes ». *Science*, volume 277, numéro 5330, pp. 1302–1305.

- KEMBEL, Steven W., Timothy K. O'CONNOR, Holly K. ARNOLD, Stephen P. HUBBELL, S. Joseph WRIGHT et Jessica GREEN. 2014. « Relationships between Phyllosphere Bacterial Communities and Plant Functional Traits in a Neotropical Forest ». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, volume 111, numéro 38, pp. 13715–13720.
- LALIBERTÉ, Etienne, et Pierre LEGENDRE. 2010. « A Distance-Based Framework for Measuring Functional Diversity from Multiple Traits ». *Ecology*, volume 91, pp. 299–305.
- LEGENDRE, Pierre et Louis LEGENDRE. 1998. *Numerical Ecology*, 2e Édition. Elsevier Science BV, Amsterdam, 990 p.
- LOREAU, Michel. 1998. « Separating Sampling and Other Effects in Biodiversity Experiments ». *Oikos*, volume 82, numéro 3, pp. 600–602.
- LOREAU, Michel. 2000. « Biodiversity and Ecosystem Functioning: Recent Theoretical Advances ». *Oikos*, volume 91, numéro 1, pp. 3–17.
- LOREAU, Michel, Shahid NAEEM, Pablo INCHAUSTI, Janne BENGTTSSON, Philip J. GRIME, Andy HECTOR, David U. HOOPER, Michael A. HUSTON, David RAFFAELLI, Benhadr SCHMID, David TILMAN et David A. WARDLE. 2001. « Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges ». *Science* (New York, N.Y.), volume 294, numéro 5543 pp. 804–808.
- LOREAU, Michel. et Andy HECTOR. 2001. « Partitioning Selection and Complementarity in Biodiversity Experiments ». *Nature*, volume 412, numéro 6842, pp. 72–76.
- MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT (MEA). « Rapport de synthèse de l'Évaluation des Écosystèmes pou le Millénaire ». En ligne. < <http://www.maweb.org/documents/document.447.aspx.pdf> >. Consulté le 6 Octobre 2011.

- MOUQUET, Nicolas, Vincent DEVICTOR, Christine N. MEYNARD, François MUNOZ, Louis-Félix BERSIER, Jérôme CHAVE, Pierre COUTERON, Ambroise DALECKY, Colin FONTAINE, Dominique GRAVEL, Olivier J. HARDY, Franck JABOT, Sébastien LAVERGNE, Mathew LEIBOLD, David MOUILLOT, Tamara Münkemüller, Sandrine PAVOINE, Andreas PRINZING, Ana S.L. RODRIGUES, Rudolf P. ROHR, Elisa THÉBAULT et Wilfried THUILLER. 2012. « Ecophylogenetics: Advances and Perspectives ». *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, volume 87, numéro 4, pp. 769–785.
- MINISTÈRE DES RESSOURCES NATURELLES ET DE LA FAUNE (MRNF). 2012. « L'aménagement écosystémique : au cœur de la gestion des forêts. ». En ligne <http://www.mrnf.gouv.qc.ca/forets/amenagement/amenagement-ecosystemique.jsp> consulté le 1er février 2012.
- NAEEM, Shahid, Lindsey J. THOMPSON, Sharon P. LAWLER, John H. LAWTON, et Richard M. WOODFIN. 1994. « Declining Biodiversity Can Alter the Performance of Ecosystems ». *Nature*, volume 368, pp. 734–737
- NEEM, Shahid, Katarina HAKANSSON, John H. LAWTON, M. J. CRAWLEY et Lindsey J. THOMPSON 1996. « Biodiversity and Plant Productivity in a Model Assemblage of Plant Species ». *Oikos*, volume 76, numéro 2, pp. 259–264.
- OKSANEN J, F. Guillaume BLANCHET, Roeland KINDT, Pierre LEGENDRE, Peter R. MINCHIN, R. B. O'HARA, Gavin L. SIMPSON, Peter SOLYMOS, M. HENRY H. STEVENS, Helene WAGNER. 2007. *Vegan: Community Ecology Package*. R Package Version 2.2-1. En ligne <<http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/>>. Consulté le 27 Janvier 2015.
- PAQUETTE, Alain et Christian MESSIER. 2011. « The Effect of Biodiversity on Tree Productivity: From Temperate to Boreal Forests ». *Global Ecology and Biogeography*, volume 20, numéro 1, pp. 170–180.
- POISOT, Timothée, Nicolas MOUQUET et Dominique GRAVEL. 2013. « Trophic Complementarity Drives the Biodiversity-Ecosystem Functioning Relationship in Food Webs ». *Ecology Letters*, volume 16, pp. 853–861.
- POTVIN, Catherine et Nicholas J. GOTELLI. 2008. « Biodiversity Enhances Individual Performance but Does Not Affect Survivorship in Tropical Trees ». *Ecology Letters*, volume 11, numéro 3, pp. 217–223.

- PRETZSCH, Hans, Joachim BLOCK, Jochen DIELER, Phan Hoang DONG, Ulrich KOHNLE, Jürgen NAGEL, Hermann SPELLMANN et Andreas ZINGG. 2010. « Comparison between the Productivity of Pure and Mixed Stands of Norway Spruce and European Beech along an Ecological Gradient ». *Annals of Forest Science*, volume 67, numéro 7, pp. 1–12.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing (version 3.1.2)[x86_64-apple-darwin13.4.0 (64-bit)]. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- REINHART, Kurt O. et Brian L. ANACKER. 2014. « More Closely Related Plants Have More Distinct Mycorrhizal Communities ». *AoB PLANTS*, volume 6, numéro plu051, pp. 1–10.
- ROSENBLUETH, Mónica et Esperanza MARTÍNEZ-ROMERO. 2006. « Bacterial Endophytes and Their Interactions with Hosts ». *Molecular Plant-Microbe Interactions*, volume 19, numéro 8, pp. 827–837.
- SCHNITZER, Stefan A., John, N. KILRONOMOS, Janneke HILLERISLAMBERS, Linda L. KINKEL, Peter B. REICH, Kun XIAO, Matthias C. RILLIG, Benjamin A. SIKES, Ragan M. CALLAWAY, Scott A. MANGAN, Egbert H. van NES et Marten SCHEFFER. 2011. « Soil Microbes Drive the Classic Plant Diversity-Productivity Pattern ». *Ecology*, volume 92, numéro 2, pp. 296–303.
- SHAKYA, Migun, Neil GOTTEL, Hector CASTRO, Zamin K. YANG, Lee GuNTER, Jessy LABBÉ, Wellington MUCHERO, Gregory BONITO, Rytas VILGALYS, Gerald TUSKAN, Mircea PODAR et Christopher W. SCHADT. 2013. « A Multifactor Analysis of Fungal and Bacterial Community Structure in the Root Microbiome of Mature Populus Deltoides Trees ». *PLoS ONE*, volume 8, numéro 10, article e76382, pp. 1–12.
- THE GREENGENES DATABASE CONSORTIUM. Second Genome Inc. University of Colorado, University of Queensland. En ligne <<http://greengenes.secondgenome.com/>>. Consulté le 30 Mars 2014.
- TILMAN, David, David WEDIN, et Johannes KNOPS. 1996. « Productivity and Sustainability Influenced by Biodiversity in Grassland Ecosystems ». *Nature*, volume 379, numéro 22, pp. 718–720.
- TOBNER, Cornelia M., Alain PAQUETTE, Peter B. REICH, Dominique GRAVEL, et Christian MESSIER. 2014. « Advancing Biodiversity-Ecosystem Functioning Science Using High-Density Tree-Based Experiments over Functional Diversity Gradients ». *Oecologia*, volume 174, pp. 609–621.

- VERESOGLOU, Stavros D. et Matthias C. RILLIG. 2014. « Do Closely Related Plants Host Similar Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities? A Meta-Analysis ». *Plant and Soil*, volume 377, pp. 395–406.
- VIOLLE, Cyrille, Marie-Laure NAVAS, Denis VILE, Elena KAZAKOU, Claire FORTUNEL, Irène HUMMEL and Eric GARNIER. 2007. «Let the Concept of Trait Be Functional! ». *Oikos*, volume 116, pp. 882-892.
- WRIGHT, Ian J., Peter B. REICH, Mark WESTOBY, David D. ACKERLY, Zdravko BARUCH, Frans BONGERS, Jeannine CAVENDER-BARES, Terry CHAPIN, Johannes H. C. CORNELISSEN, Matthias DIEMER, Jaume FLEXAS, Eric GARNIER, Philip K. GROOM, Javier GULIAS, Kouki HIKOSAKA, Byron B. LAMONT, Tali LEE, William LEE, Christopher LUSK, Jeremy J. MIDGLEY, Marie-Laure NAVAS, Ülo NIINEMETS, Jacek OLEKSYN, Noriyuki OSADA, Hendrik POORTER, Pieter POOT, Lynda PRIOR, Vladimir I. PYANKOV, Catherine ROUMET, Sean C. THOMAS, Mark G. TJOELKER, Erik J. VENEKLAAS et Rafael VILLAR. 2004. « The Worldwide Leaf Economics Spectrum ». *Nature*, volume 428, numéro 6985, pp. 821–827.